ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:201703.00405v1

第 37 卷第 5 期 2017 年 3 月
生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.37,No.5 Mar.,2017

DOI: 10.5846/stxb201509281981

董世魁,汤琳,张相锋,刘世梁,刘全儒,苏旭坤,张勇,武晓宇,赵珍珍,李钰,沙威.高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系.生态学报,2017,37(5):1472-1483.

Dong S K,Tang L,Zhang X F, Liu S L,Liu Q R,Su X K,Zhang Y,Wu X Y,Zhao Z Z, Li Y,Sha W.Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands.Acta Ecologica Sinica,2017,37(5):1472-1483.

高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系

董世魁[1,*],汤 琳[1],张相锋[1],刘世梁[1],刘全儒[2],苏旭坤[1],张 勇[1],武晓宇[1],赵珍珍[1],李 钰[1],沙 威[1]

1 北京师范大学环境学院, 北京 100875

2 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875

摘要:物种多样性与功能多样性的关系是生态学当前研究的热点问题之一,不同区域典型生态系统物种多样性和功能多样性的关系研究有利于生物多样性保护理论的全面发展。以青藏高原地区的主要草地生态系统—高寒草甸和高寒草原为研究对象,采用 4 个物种多样性指数(Patrick 丰富度指数、Shannon-Weiner 多样性指数、Pielou 均匀度指数和 Simpson 优势度指数)和 9 个功能多样性指数(FAD 功能性状距离指数、MFAD 功能性状平均距离指数、基于样地的 FDp 和基于群落的 FDc 功能树状图指数、FRic 功能体积指数、FEve 功能均匀度指数、Rao 功能离散度常二次熵指数、FDiv 功能离散指数、FDis 功能分散指数),分析了高寒草地植物物种多样性、功能多样性关系及其与初级生产力的关系,以期阐明 3 个科学问题:不同草地类型的高寒草地生态系统植物物种多样性和功能多样性有何差异? 高寒草地生态系统的植物物种多样性和功能多样性有何关系? 高寒草地生态系统物种多样性、功能多样性对生态系统功能的影响有何异同? 研究结果表明:(1)与高寒草原相比,高寒草甸具有更高的物种多样性、功能丰富度和功能离散度;(2)高寒草甸中,Patrick 丰富度与功能丰富度指数(FAD、MFAD、FDp、FDc)和功能离散度指数(FDiv)的具有较强的相关性,最优拟合方程分别为幂函数和二次多项式函数;(3)高寒草原中,Patrick 丰富度与功能丰富度指数(FAD、MFAD、FDp、FDc、 FRic)、Shannon 指数和 Simpson 指数与 FEve 指数的相关性较强,最优拟合方程为二次多项式函数,Pielou 指数与 FEve 指数的相关性较强,最优拟合方程为指数函数;(4)高寒草甸的初级生产力分别与物种丰富度指数 Patrick、功能离散指数 FDiv 具有较强的相关性;而高寒草原的初级生产力与 4 个物种多样性指数间均具有较强的相关性,与功能离散指数 FDiv 具有较强的相关性,最佳拟合方程均为二次多项式函数。研究的总体结论为:物种多样性、功能多样性、二者之间的关系以及二者与生态系统服务功能(以初级生产力为例)之间的关系在高寒草甸和高寒草原群落中表现迥异,因此在研究青藏高原高寒草地的生态功能时,不能仅仅测度传统的物种多样性,还应测度与物种多样性、生态功能密切相关的功能多样性。

关键词: 高寒草甸;高寒草原;植物物种多样性;植物功能多样性;草地初级生产力

Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands

DONG Shikui[1,*], TANG Lin[1], ZHANG Xiangfeng[1], LIU Shiliang[1], LIU Quanru[2], SU Xukun[1], ZHANG Yong[1], WU Xiaoyu[1], ZHAO Zhenzhen[1], LI Yu[1], SHA Wei[1]

1 *School of Environment, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*

2 *College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*

Abstract: The relationship between species diversity and functional diversity is currently one of the hot topics in ecology

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(2014KJJCB09);国家"十二五"科技支撑项目(2012BAC01B02)

收稿日期:2015-09-28; **网络出版日期:**2016-07-13

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: dongshikui@ sina.com

ChinaXiv合作期刊

research. Determining the relationships between species and functional diversity in typical ecosystems of different regions can contribute to the development of biodiversity conservation theory. In this study, the main grassland ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau, an alpine meadow and an alpine steppe, were selected to examine the relationships among species diversity, functional diversity, and primary productivity by using four species diversity indices, including the Patrick richness index, Shannon-Weiner diversity index, Pielou evenness index, and Simpson dominance index, as well as nine functional diversity indices, including the FAD functional trait distance index, MFAD functional trait mean distance index, FDp functional tree map index based on plots, FDc functional tree map index based on community, FRic functional volume index, FEve functional evenness index, Rao functional division two-times entropy index, FDiv functional division index, and FDis dispersion index. The aims of the study were to answer the following three questions: (1) what are the differences in plant species diversity and plant functional diversity between different types of alpine grasslands? (2) what are the relationships between plant species diversity and plant functional diversity in the alpine grasslands? (3) are there differences between the species diversity-ecosystem functioning (primary productivity) and plant functional diversity-ecosystem functioning relationships in the alpine grasslands? The results indicated that the alpine meadow showed higher species diversity, functional richness, and functional division than that by the alpine steppe. Furthermore, in the alpine meadow, the Patrick richness index was highly correlated with the functional indices FAD, MFAD, FDp, and FDc, as well as with the FDiv functional division index, and their correlations could be respectively expressed using a power function and two polynomial functions. In the alpine steppe, the Patrick richness index was strongly correlated with the functional indices FAD, MFAD, FDp, FDc, and FRic, and the Shannon diversity index and Simpson dominance index were highly correlated with the functional evenness index FEve; their correlations could be expressed by two polynomial functions. Moreover, the Pielou evenness index was highly correlated with the functional evenness index FEve, and their correlations could be expressed as an exponential function. Primary productivity of the alpine meadow was highly correlated with the Patrick richness index and FDiv functional division index, whereas primary productivity of the alpine steppe was highly correlated with all four biodiversity indices and the FDiv functional division index; all of their correlations could be expressed by two polynomial functions. Based on the results of this study, it can be concluded that plant species diversity, plant functional diversity, and their relationships with each other and with ecosystem function of primary productivity all varied between the different types of alpine grasslands. Therefore, in order to accurately evaluate the ecosystem functions of the alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau, it is imperative to not only measure the plant species diversity but also the plant functional diversity, which is highly correlated with ecosystem function.

Key Words: alpine meadow; alpine steppe; plant species diversity; plant functional diversity; grassland primary productivity

生态系统功能不仅依赖于物种的数目,而且依赖于物种组成及物种所具有的功能性状[1-3],物种多样性和功能多样性是生态系统功能研究中非常重要的内容[4-5]。物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,它既体现了生物之间及其与环境之间的复杂关系,又体现了生物资源的丰富性[6-7]。功能多样性的实质则是群落内物种间功能性状的总体差别[4],以及功能性状对环境压力或扰动做出的响应[2]。尽管物种多样性和功能多样性的生态学意义不同,但部分学者将生物类群尺度的物种多样性即功能群多样性和功能多样性的概念混淆,往往用功能群多样性来表征物种的功能多样性,造成研究结果失真或错误等不良后果[8]。

与物种多样性一样,功能多样性对生态系统功能变化有决定性作用[9]。若要揭示物种多样性和功能多样性对生态系统功能的相对作用,就必须先阐明功能多样性和物种多样性的相互关系。但是,受环境条件[10]、物种组成[11]、土地利用[12-13]等因素的影响,全球学者尚未对物种多样性和功能多样性的关系达成共识[1]。因此,开展不同区域内各类生态系统物种多样性和功能多样性的关系研究,不仅可以提高功能多样性的认识水平,而且可以推进生物多样性保护的理论发展。然而,从国内外研究报道来看,目前植物功能多样性

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

和物种多样性关系研究多集中在热带和温带森林生态系统[14-16]，草地生态系统尤其是青藏高原高寒草地生态系统的相关研究鲜见报道。

青藏高原位于我国西南部，总面积 2.5×10^6 km^2，平均海拔 4000—5000 m，是中国最大、世界海拔最高的高原，有"世界屋脊"和"第三极"之称。青藏高原的天然草地面积约占全国草地面积的 1/3，是我国天然草地分布面积最大的一个区。高寒草地是青藏高原的主体生态系统，是高寒生态系统物种及遗传基因最丰富和最集中的地区之一，在全球高寒生物多样性保护中具有十分重要的地位[17]，然而近年来，在气候变化与人为干扰等因素的驱动下，青藏高原高寒草地生物多样性急剧减少，濒危植物数量不断增加[18]，亟需加强青藏高原高寒草地植物多样性的保护研究。目前，对青藏高原地区的植物多样性研究多集中于物种或功能多样性的单一维度[19-24]，较少涉及物种功能多样性纬度的研究。这一现状造成的结果是高寒草地植物多样性保护策略仅立足于物种的数量状况，而没有全面考虑物种的功能性状。因此，开展青藏高原草地植物物种多样性与功能多样性的关系研究尤为及时和必要。

基于这一背景，本研究选取青藏高原地区的主要草地类型—高寒草甸和高寒草原为研究对象，开展草地植物物种多样性和功能多样性的研究，以期回答如下科学问题：不同草地类型的高寒草地生态系统植物物种多样性和功能多样性有何差异？高寒草地生态系统的植物物种多样性和功能多样性有何关系？高寒草地生态系统物种多样性、功能多样性对生态系统功能的影响有何异同？这些科学问题的合理解答，不仅可以为高寒草地植物物种多样性和功能多样性关系的深入认识提供科学依据，而且可以为青藏高原高寒草地植物多样性的有效保护提供理论指导。

chinaXiv:201703.00405v1

1 研究区域

根据"中国草地资源"[25]的记录，选择高寒草甸和高寒草原的典型分布区——青藏高原东北部青海省海北藏族自治州的青海省门源回族自治县（101.30°—101.33 E°, 37.60°—37.62°N）和刚察县（99.64°—100.59 E°，37.17°—37.29°N）为研究区（图 1）。门源县平均海拔 3187.3 m，年均温-5℃，年积温（≥0℃）为 1736℃，年降水量 518 mm，属高原大陆性气候；其主要植被类型为高寒草甸，主要草地植物物种有高山嵩草（*Kobresia pygmaea*）、线叶嵩草（*Kobresia capillifolia*）、冷地早熟禾（*Poa crymophila*）等。刚察县平均海拔 3306.0 m，年均温-0.6℃，年降水量 370 mm，年积温（≥0℃）为 1432℃，属高原大陆性气候，其主要植被类型为高寒草原，主要草地植物物种有紫花针茅（*Stipa purpurea*）、高山嵩草（*Kobresia pygmaea*）、矮嵩草（*Kobresia humilis*）等。

2 研究方法

2.1 植物调查

在高寒草甸和高寒草原两种草地类型上，利用研究区的公里网地图分别随机选取 6 个样地，每个样地设置 3 个小样地（半径为 30 m 的圆形样地）作为重复（图 1），开展植物物种多样性、功能性状多样性和初级生产力的调查。采用 Hankins[26]推荐的草地植物群落调查方法，在每个小样地等夹角设置 3 条 30 m 长的样线（图 1），在每条样线上等距离（10 m）布设 3 个 1 m×1 m 样方，测定植物群落的种类组成及特征值（频度、盖度、高度），并将样方内的植物齐地面刈割，60℃烘 72 h，称重，作为群落地上净初级生产力的估计。

2.2 物种多样性的计算方法

本研究选用了 4 种常用的物种多样性指数[27-29]，即 Patrick 丰富度（R_0）、Shannon-Weiner 多样性（H'）指数、Pielou 均匀度指数（J）和 Simpson 优势度指数（D），其计算公式如下：

$$R_0 = S \quad (1)$$

$$P_i = N_i/N \quad (2)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} P_i \log_2 P_i \quad (3)$$

ChinaXiv合作期刊

$$J = H'/\ln S \quad (4)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \quad (5)$$

式中,S 为物种数目,P_i 为属于种 i 的个体在全部个体中的比例,N_i 为种 i 的个体数,N 为群落中全部物种的个体数。

2.3　植物功能性状数据获取及功能多样性计算

一般植物功能特征被划分为 3 类:一是植物形态特征,包括生长型、生活型、植株高度等;二是植物生殖特征,包括传粉方式、扩散方式、种子重量等;三是植物生理特征,如植物固氮能力等[30]。本研究共选取 9 个植物功能性状指标(表 1),主要通过实地调查、观测获取,部分功能性状指标则通过文献资料查阅获取。

对于功能多样性的表达,目前多数学者从功能丰富度、功能均匀度和功能离散度 3 个维度来描述功能多样性[34]。功能丰富度指数主要量化群落中现有物种占据了多少生态位空间[35],本研究选用功能性状距离 FAD_2[36]、功能性状平均距离 MFAD[36]、功能树状图指数 FDp(基于样地)和 FDc(基于群落)[37-39]、功能体积 FRic[5]等 5 种常用功能丰富度指数;功能均匀度指数主要量化物种性状在所占据性状空间的分布规律[6],本研究选用多维功能均匀度指数 FEve[38, 40-41]来表征;功能离散度指数主要量化群落功能性状的多度分布在性状空间中的最大离散程度[35],本研究选用常用的二次熵指数 Rao[42-44]、功能离散指数 FDiv[35]以及功能分散指数 FDis[45]3 个指数。

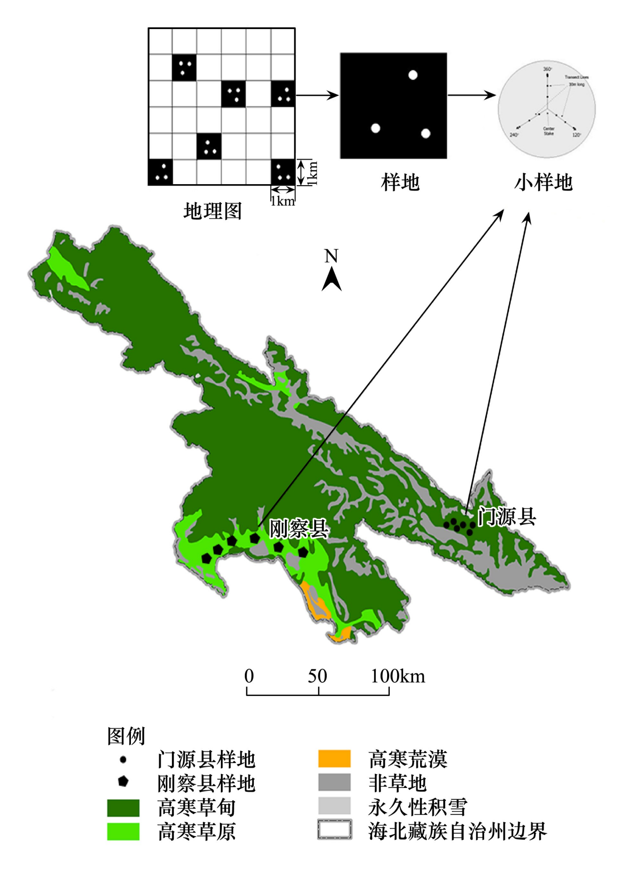


图 1　样地及样方布设示意图

Fig.1　Schematic of sampling plots and quadrats

表 1　植物功能特征类型

Table 1　Types of plant functional traits

功能特征 Functional traits	功能特征类型 Types of functional traits	获取方式 Acquisition methods	数据类型 Data type
生境类型[30] Habitat types	1.高寒草甸;2.高寒草原;	实地调查	名称数据
种子扩散方式[31-32] Seed dispersal mode	1. 重力传播;2.风力传播;3.自动传播;4.动物传播;	查阅资料[33],实地观测	名称数据
传粉方式[32] Pollination	1.风媒;2.虫媒;	查阅资料[33],实地观测	名称数据
固氮类型[31-32] Nitrogen fixing type	1.固氮;2.不固氮;	查阅资料[33]	名称数据
生活史[30] Life history	1.一年生;2.两年生;3.多年生;	查阅资料[33]	名称数据
开花期[30,32] Bloom time	开花月份	实地观测	数值数据
花期时长[30,32] Florescence	花期长度	实地观测	数值数据
物种频度[31] Frequency	-	实地测量	数值数据
物种多度[30-31] Abundance	-	实地测量	数值数据

将植物功能性状中的名称数据赋值转变为数值数据(表 1),通过 InfoStat 软件完成 2.3 中植物功能性状数据的标准化,采用 FDiversity,DCOM3.1-2B7 以及 R13.0 软件计算上述 9 个功能多样性指数。

FAD_2的计算方式如下:

$$FAD_2 = \sum_{i=1}^{S} \sum_{j>1}^{S} d_{ij} \quad (6)$$

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

$$d_{ij} = \sqrt{\sum_{t=1}^{T} (x_{tj} - x_{ti})^2} \tag{7}$$

式中,S 为物种数目,T 为性状数量,x_{ti} 和 x_{tj} 分别为物种 i 和物种 j 性状 t 值,d_{ij} 为物种 i 与物种 j 间的欧氏距离。

MFAD 的计算方式如下:

$$\mathrm{MFAD} = \frac{\sum_{i=1}^{N} \sum_{j>1}^{N} d_{ij}}{N} \tag{8}$$

式中,N_i 为种 i 的个体数,N 为群落中全部物种的个体数,d_{ij} 为物种 i 与物种 j 间的欧氏距离。

FD 的计算包括 4 步:(1)获得功能性状矩阵;(2)将性状矩阵转化为距离矩阵;(3)将距离矩阵聚类生成树状分类图;(4)计算树状分类图的分枝总长度。

FRic 通过计算性状空间内生成的最小多边形的面积或体积得来。

FEve 的计算公式如下:

$$\mathrm{FEve} = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min\left(\mathrm{PEW}_b \cdot \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \tag{9}$$

$$\mathrm{PEW}_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b} \tag{10}$$

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{w_i + w_j} \tag{11}$$

式中,S 为物种数目,PEW_b 为局部加权平均均匀度,EW_b 为加权平均的均匀度,w_i 为物种 i 的相对多度,d_{ij} 为物种 i 与物种 j 间的欧氏距离。

Rao 的计算公式如下:

$$Rao = \sum_{i=1}^{S} \sum_{j>1}^{S} d_{ij} w_i w_j \tag{12}$$

式中,S 为物种数目,d_{ij} 为物种 i 与物种 j 间的欧氏距离,w_i 和 w_j 分别为物种 i 和物种 j 的相对多度。

FDiv 是利用物种凸多边形体积来计算,具体计算公式如下:

$$g_k = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^{S} x_{ik} \tag{13}$$

$$d\,G_i = \sqrt{\sum_{k=1}^{T} (x_{ik} - g_k)^2} \tag{14}$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^{S} d\,G_i \tag{15}$$

$$\triangle d = \sum_{i=1}^{S} w_i \cdot (d\,G_i - \overline{dG}) \tag{16}$$

$$\triangle |d| = \sum_{i=1}^{S} w_i \cdot |d\,G_{i-} \overline{dG}| \tag{17}$$

$$FD_{iv} = \frac{\triangle d + \overline{dG}}{\triangle |d| + \overline{dG}} \tag{18}$$

式中,S 为物种数目,x_{ik} 为物种 i 性状 k 的值,g_k 为性状 k 的中心,T 为性状数量,$\overline{dG}$ 为物种 i 与重心的平均距离,d 为以多度为权重的离散度,w_i 为物种 i 的相对多度。

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

FDis 的计算公式如下:

$$c = [c_i] = \frac{\sum w_j x_{ik}}{\sum w_j} \tag{19}$$

$$FD_{is} = \frac{\sum w_j z_j}{\sum w_j} \tag{20}$$

式中,c 为加权重心, w_j为物种 j 的相对多度, x_{ik}为物种 i 性状 k 的值, z_j为物种 j 到重心 c 的加权距离。

2.4　数据统计分析

采用 SPSS 17.0 进行如下统计分析:1)不同草地类型间的物种多样性指数和功能多样性指数的方差分析;2)物种多样性指数之间、功能多样性指数之间、物种多样性指数与功能多样性指数之间、物种多样性和植物生产力之间、功能多样性和植物生产力之间的 Pearson 相关性分析。采用 Microsoft Excel 2010 进行物种多样性指数与功能多样性指数间的关系拟合及作图。

3　研究结果

3.1　高寒草地的植物物种多样性

图 2 显示了高寒草甸和高寒草原的植物物种多样性测定结果。高寒草甸的 Patrick 丰富度指数平均为 27.70,是高寒草原的 1.86 倍,差异达显著水平(P<0.05)。高寒草甸的 Shannon 多样性指数(2.22)稍高于高寒草原(2.14),但二者间没有显著差异(P>0.05)。对于 Pielou 均匀度和 Simpson 优势度指数而言,高寒草原则稍高于高寒草甸,但二者间差异均未达到显著水平(P>0.05)。

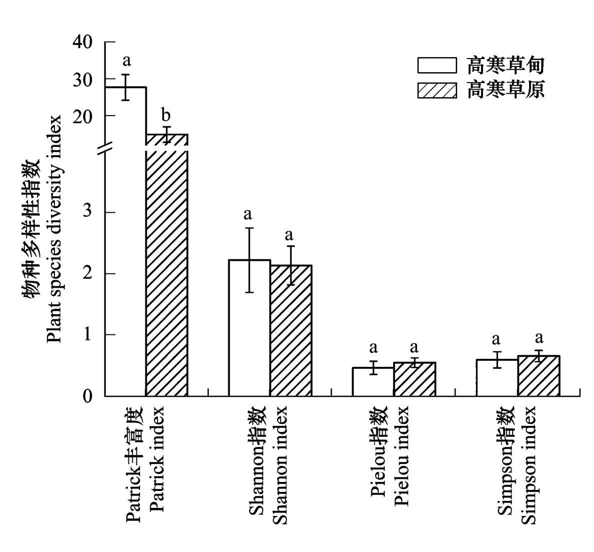


图 2　高寒草地植物物种多样性

Fig.2　Plant species diversity of alpine grasslands

每个指数图柱上方不同小写字母表示在 0.05 水平上差异

3.2　高寒草地的植物功能性状多样性

两类高寒草地的植物功能性状多样性指数测定结果见图 3。高寒草甸的植物物种功能丰富度指数 FAD_2、MFAD、FDp、FDc、FRic 和功能离散度指数 Rao 和 FDis 均显著高于高寒草原(P<0.01 或 P<0.05)。其中,高寒草甸的 FRic 指数为高寒草原的 5.63 倍。高寒草甸的功能均匀度指数 FEve 和功能离散度指数 FDiv 则稍低于高寒草原,但二者间的差异并未达到显著水平(P>0.05)。

表 2　高寒草地植物功能性状多样性指数

Table 2　Plant functional diversity indices in alpine grasslands

草地类型 Grassland type	功能丰富度指数 Functional richness indices					功能均匀度指数 Functional evenness indices	功能离散度指数 Functional divergence indices		
	FAD_2	MFAD	FDp	FDc	FRic	Feve	Rao	FDiv	FDis
高寒草甸 Alpine meadow	166.71±37.552a	4.61±0.639a	7.37±0.696a	7.64±0.680a	10.30±3.757a	0.49±0.036a	0.11±0.011a	0.82±0.045a	2.03±0.201a
高寒草原 Alpine steppe	47.10±13.482b	2.90±0.366b	5.20±0.537b	5.48±0.506b	1.83±1.666b	0.53±0.070a	0.08±0.007b	0.84±0.082a	1.76±0.166b

FAD_2: 功能性状距离 functional attribute diversity;MFAD:功能性状平均距离 modified functional attribute diversity;FDp: 功能树状图指数(基于样地)plot-based functional diversity;FDc: 功能树状图指数(基于群落)community-based functional diversity;FRic: 功能体积 functional richness;FEve: 多维功能均匀度指数 functional evenness;Rao: 二次熵指数 Rao index;FDiv: 功能离散指数 functional divergence;FDis: 功能分散指数 functional dispersion;表中同组不同小写字母表示差异达显著水平(P<0.05)

3.3　高寒草地植物物种多样性与功能性状多样性的相关性

高寒草甸物种多样性指数与功能多样性指数之间的拟合关系和相关性系数见表 3。除物种丰富度指数

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

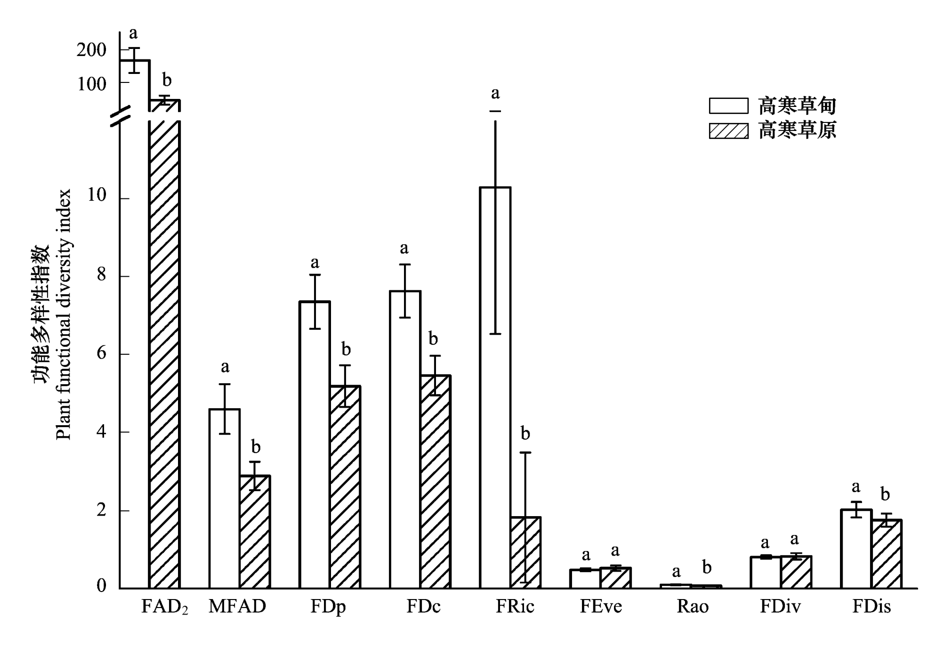


图 3 高寒草地植物功能性状多样性

Fig.3 Plant functional diversity of alpine grasslands

每个指数图柱上方不同小写字母表示在 0.05 水平上差异;FAD: functional attribute diversity; MFAD: modified functional attribute diversity; FDp: plot-based functional diversity; FRic: functional richness; FEve: functional evenness; Rao: Rao index; FDiv: functional divergence; FDis: functional dispersion

Patrick 外,功能多样性指数与其余 3 个物种多样性指数之间的相关性则较弱,而 FRic、FEve 和 Rao 指数与 4 个物种多样性指数均无强相关关系。

表 3 高寒草甸物种多样性指数与功能多样性指数的关系拟合

Table 3 Fitting results of the relationship between species diversity indices and functional diversity indices in alpine meadow

功能多样性指数 Functional diversity indices	物种多样性指数 Species diversity indices	拟合方程 Fitting equations	R^2
FAD_2	Patrick 指数	$y=2.244x^{0.4926}$	0.989
	Shannon 指数	$y=0.0004x^2-0.0988x+8.2367$	0.662
	Pielou 指数	$y=8\times10^{-5}x^2-0.0219x+1.8599$	0.656
	Simpson 指数	$y=9\times10^{-5}x^2-0.0268x+2.3684$	0.640
MFAD	Patrick 指数	$y=8.3596x^{0.7837}$	0.809
	Shannon 指数	$y=0.1639x^2-1.4054x+5.1572$	0.0193
	Pielou 指数	$y=0.0529x^2-0.4782x+1.5255$	0.099
	Simpson 指数	$y=0.0298x^2-0.329x+1.4681$	0.169
FDp	Patrick 指数	$y=2.7539x^{1.1546}$	0.749
	Shannon 指数	$y=0.2805x^2-3.8584x+15.302$	0.077
	Pielou 指数	$y=0.0705x^2-0.9954x+3.9422$	0.168
	Simpson 指数	$y=0.0634x^2-0.9297x+3.9786$	0.191
FDc	Patrick 指数	$y=2.1324x^{1.2598}$	0.775
	Shannon 指数	$y=0.3634x^2-5.1759x+20.405$	0.122
	Pielou 指数	$y=0.0884x^2-1.2885x+5.1098$	0.206
	Simpson 指数	$y=0.0804x^2-1.2086x+5.1002$	0.202
FRic	Patrick 指数	$y=-0.0792x^2+2.0923x+15.556$	0.454
	Shannon 指数	$y=0.0117x^2-0.2494x+3.3994$	0.206
	Pielou 指数	$y=0.003x^2-0.0674x+0.7995$	0.348

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

续表

功能多样性指数 Functional diversity indices	物种多样性指数 Species diversity indices	拟合方程 Fitting equations	R^2
	Simpson 指数	$y=0.0035x^2-0.0814x+1.0143$	0.346
FEve	Patrick 指数	$y=796.86x^2-785.71x+220.47$	0.146
	Shannon 指数	$y=112.3x^2-117.21x+32.572$	0.302
	Pielou 指数	$y=18.361x^2-19.434x+5.5598$	0.258
	Simpson 指数	$y=13.406x^2-15.177x+4.8014$	0.296
Rao	Patrick 指数	$y=-20280x^2+4281.1x-196.07$	0.473
	Shannon 指数	$y=-111.07x^2+26.364x+0.6886$	0.006
	Pielou 指数	$y=115.96x^2-24.039x+1.698$	0.011
	Simpson 指数	$y=174.67x^2-35.887x+2.4191$	0.015
FDiv	Patrick 指数	$y=-960.17x^2+1513x-565.71$	0.892
	Shannon 指数	$y=-46.858x^2+78.669x-30.687$	0.094
	Pielou 指数	$y=-3.3726x^2+6.3027x-2.4274$	0.124
	Simpson 指数	$y=0.824x^{1.7109}$	0.1781
FDis	Patrick 指数	$y=-85.647x^2+343.33x-313.21$	0.694
	Shannon 指数	$y=-2.9925x^2+11.737x-9.1624$	0.031
	Pielou 指数	$y=-0.0804x^2+0.2529x+0.286$	0.015
	Simpson 指数	$y=0.4605x^2-1.8498x+2.4368$	0.014

在高寒草甸中,物种丰富度指数 Patrick 与功能丰富度指数 FAD_2、MFAD、FDp、FDc 以及 FDiv 之间的均呈较强的相关性(R^2>0.7)。其中物种丰富度指数 Patrick 与功能丰富度指数 FAD_2 的相关性最强,R^2高达0.989。对上述五对指数之间的关系进行拟合,Patrick 丰富度与功能丰富度指数 FAD_2、MFAD、FDp 和 FDc 的最佳拟合函数均为幂函数,而与功能离散度指数 FDiv 的最优拟合函数则为二次多项式函数($y=-960.17x^2+1513x-565.71$)。

高寒草原的物种多样性指数和功能多样性指数之间的相关性与高寒草甸不尽相同(表 4)。物种丰富度指数 Patrick 与功能丰富度指数 FAD_2、MFAD、FDp 和 FDc 仍具有较强相关关系,R^2 值分别为 0.769、0.734、0.744和 0.765。但仅 Patrick 指数与 FAD_2 指数的最优拟合函数为幂函数,而其余 3 对指数的关系拟合函数类型均为二次多项式。物种多样性指数 Shannon、物种均匀度指数 Pielou、物种优势度指数 Simpson 与功能均匀度指数 FEve 之间呈负相关,其中,Pielou 均匀度指数与功能均匀度指数 FEve 的最优拟合方程为指数函数($y=1.2671e^{-1.587x}$),其余则更适于二次多项式函数拟合关系。

表 4　高寒草原物种多样性指数与功能多样性指数的关系拟合

Table 4　Fitting results of the relationship between species diversity indices and functional diversity indices in alpine steppe

功能多样性指数 Functional diversity indices	物种多样性指数 Species diversity indices	拟合方程 Fitting equations	R^2
FAD_2	Patrick 指数	$y=2.6424x^{0.4506}$	0.769
	Shannon 指数	$y=-6\times10^{-5}x^2+0.0157x+1.5394$	0.148
	Pielou 指数	$y=-2\times10^{-5}x^2+0.0028x+0.4646$	0.012
	Simpson 指数	$y=2\times10^{-5}x^2+0.0001x+0.605$	0.127
MFAD	Patrick 指数	$y=4.1428x^2-20.662x+39.478$	0.734
	Shannon 指数	$y=0.2841x^2-1.4401x+3.8893$	0.131
	Pielou 指数	$y=0.343x^{0.2814}$	0.038
	Simpson 指数	$y=0.1324x^2-0.7275x+1.6381$	0.145
FDp	Patrick 指数	$y=1.7535x^2-16.129x+50.901$	0.744
	Shannon 指数	$y=0.71x^{0.6638}$	0.182

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

续表

功能多样性指数 Functional diversity indices	物种多样性指数 Species diversity indices	拟合方程 Fitting equations	R^2
	Pielou 指数	$y=0.343x^{0.2814}$	0.038
	Simpson 指数	$y=0.0029x^2+0.0393x+0.3732$	0.179
FDc	Patrick 指数	$y=1.8389x^2-17.952x+57.644$	0.765
	Shannon 指数	$y=1.0895e^{0.1211x}$	0.160
	Pielou 指数	$y=0.3477x^{0.2646}$	0.026
	Simpson 指数	$y=0.0724x+0.2615$	0.162
FRic	Patrick 指数	$y=0.2002x^2-0.0258x+13.775$	0.527
	Shannon 指数	$y=1.9692e^{0.0389x}$	0.179
	Pielou 指数	$y=0.5263e^{0.0188x}$	0.049
	Simpson 指数	$y=0.0065x^2-0.0108x+0.64$	0.133
FEve	Patrick 指数	$y=-220.19x^2+233.36x-45.948$	0.398
	Shannon 指数	$y=-14.092x^2+11.809x-0.0958$	0.681
	Pielou 指数	$y=1.2671e^{-1.587x}$	0.611
	Simpson 指数	$y=-2.0348x^2+1.2855x+0.5591$	0.528
Rao	Patrick 指数	$y=-14027x^2+2349.6x-82.827$	0.392
	Shannon 指数	$y=-787.69x^2+144.65x-4.3994$	0.197
	Pielou 指数	$y=2.0802x^{0.5362}$	0.113
	Simpson 指数	$y=-58.142x^2+12.536x+0.0225$	0.063
FDiv	Patrick 指数	$y=62.36x^2-100.42x+54.878$	0.039
	Shannon 指数	$y=5.589x^2-10.524x+6.9973$	0.101
	Pielou 指数	$y=0.4511x^2-1.1024x+1.1542$	0.140
	Simpson 指数	$y=1.1769x^2-2.1743x+1.6468$	0.038
FDis	Patrick 指数	$y=-38.878x^2+132.61x-97.083$	0.479
	Shannon 指数	$y=-2.0935x^2+7.6401x-4.7737$	0.159
	Pielou 指数	$y=0.2285\ln(x)+0.4213$	0.089
	Simpson 指数	$y=-0.1775x^2+0.709x-0.0354$	0.047

3.4 高寒草地植物多样性与生产力的关系

两类高寒草地的物种多样性、功能性状多样性与初级生产力之间的关系见表 5。对于高寒草甸而言,其初级生产力与物种丰富度指数 Patrick 存在较强的幂函数关系($y=7.2037x^{0.2607}$),但与其他 3 个物种多样性指数的相关性较弱。在各个功能多样性指数中, 功能离散指数 FDiv 与初级生产力的相关性最强,二者的最佳拟合函数为二次多项式($y=-8\times10^{-6}x^2+0.0019x+0.7448$)。

与高寒草甸中不同,高寒草原的初级生产力与 4 个物种多样性指数间的最佳拟合模型均为二次多项式,其中与物种均匀度指数 Pielou 的相关性最强,其次为 Shannon 指数。功能离散指数 FDiv 仍为与初级生产力相关性最强的功能多样性指数,其关系表达式为 $y=3\times10^{-6}x^2-0.002x+0.9948$。

4 讨论

总体而言,高寒草甸和高寒草原植物群落在物种多样性上的差异主要表现于物种丰富度,二者在功能性状多样性上的差异则主要表现于功能丰富度和功能离散度,而在物种均匀度和功能均匀度上未见显著性差异。因此,物种丰富度更适于表征高寒草地植物的物种多样性,功能丰富度和离散度更适于表征高寒草地植物的功能性状多样性。高寒草甸的水分条件较高寒草原稍好,因而决定了其植被组成也较高寒草原丰富,以致各物种性状叠加后整体群落的功能性状更加丰富,意味着群落中的各部分资源被有效利用(生态位被充分占据)[35],不易被入侵种占据生态位并且能更大程度的缓冲外界环境的波动,从而抗干扰能力更强[46]。此

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

外,高寒草甸比高寒草原具有更高的功能离散度,这说明高寒草甸群落的生态位分化程度更高,即资源的利用更高效[35]。与温带和热带森林群落的植物功能多样性相比[14-16],高寒草地群落的植物功能丰富度和功能均匀度较高,而功能离散度较低,表明温带和热带地区的森林群落生态位分化程度更强,资源利用效率更高,导致其初级生产力更大。

表 5　植物物种多样性指数及功能多样性指数与生产力的关系拟合

Table 5　Fitting results of the relationship between plant species / functional diversity indices and plant productivity

草地类型 Grassland types	指数类型 Index types	多样性指数 Diversity indices	拟合方程 Fitting equations	R^2
高寒草甸	物种多样性指数	Patrick 指数	$y=7.2037x^{0.2607}$	0.520
Alpine meadow		Shannon 指数	$y=-0.0001x^2+0.0402x-0.6953$	0.146
		Pielou 指数	$y=-3\times10^{-5}x^2+0.0086x-0.1323$	0.083
		Simpson 指数	$y=7\times10^{-6}x^2-0.002x+0.8104$	0.003
	功能多样性指数	FAD_2	$y=26.397x^{0.3612}$	0.128
		MFAD	$y=8\times10^{-6}x^2+0.0063x+3.4266$	0.320
		FDp	$y=4\times10^{-5}x^2-0.0054x+7.0983$	0.239
		FDc	$y=2\times10^{-5}x^2+0.001x+6.8963$	0.241
		FRic	$y=-0.0001x^2+0.0728x+2.1455$	0.139
		FEve	$y=-5\times10^{-6}x^2+0.0019x+0.3156$	0.255
		Rao	$y=-0.012\ln(x)+0.1659$	0.093
		FDiv	$y=-8\times10^{-6}x^2+0.0019x+0.7448$	0.589
		FDis	$y=3\times10^{-5}x^2-0.0102x+2.8965$	0.126
高寒草原	物种多样性指数	Patrick 指数	$y=-0.0018x^2+0.3134x+2.264$	0.275
Alpine steppe		Shannon 指数	$y=0.0006x^2-0.1052x+6.433$	0.398
		Pielou 指数	$y=0.0002x^2-0.0304x+1.7906$	0.455
		Simpson 指数	$y=0.0001x^2-0.0235x+1.6377$	0.237
	功能多样性指数	FAD_2	$y=0.0011x^2-0.2996x+63.534$	0.105
		MFAD	$y=-2\times10^{-5}x^2-5\times10^{-5}x+3.0655$	0.136
		FDp	$y=2\times10^{-5}x^2-0.008x+5.7279$	0.114
		FDc	$y=4\times10^{-5}x^2-0.0111x+6.102$	0.117
		FRic	$y=0.1235e^{0.0202x}$	0.226
		FEve	$y=8\times10^{-6}x^2-0.0022x+0.6494$	0.192
		Rao	$y=-7\times10^{-7}x^2+0.0002x+0.0732$	0.108
		FDiv	$y=3\times10^{-6}x^2-0.002x+0.9948$	0.592
		FDis	$y=-3\times10^{-5}x^2+0.0054x+1.5422$	0.072

许多研究表明,物种丰富度与功能丰富度存在着紧密的联系[1,47-48],本研究也得到了类似结果。由于植物性状特征测量困难、工作量大等客观因素影响,部分学者争论是否可以用植物物种丰富度来代替功能丰富度[1,49-51],本研究发现物种丰富度与功能丰富度虽呈显著正相关关系,但其关系模型为曲线函数,且不同生态系统(群落类型)的拟合函数类型不同(斜率不同),由此可以认为物种丰富度只可以在一定范围内表征功能丰富度的趋势,但不能完全替代功能丰富度。然而在度量功能丰富度时,可通过适当筛减功能丰富度指数来减轻计算负担。本研究的相关性分析结果表明,功能丰富度指数 FAD_2、MFAD、FDp 和 FDc 之间存在极显著相关性($P<0.01$),且每种草地类型中这 4 个指数与物种丰富度间的关系拟合模型类型一致,根据这 4 个指数间的自相关系数及各指数与物种丰富度之间的相关系数,FAD_2 和 FDc 即可基本表征功能丰富度。

前人对人类活动影响下物种多样性与功能多样性之间关系的变化做了较多研究,Mayfield 等研究表明土地利用变化会影响物种多样性与功能多样性之间的关系[52],Biswas 等认为二者关系还受到外界干扰强度的显著影响[12]。在具有强烈扰动或环境胁迫的群落中,物种的功能属性表现出趋同性,物种性状组成将被限制

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

在适应该扰动或环境选择压力的范围内，因而物种丰富度继续增加只会引起生态位空间的进一步分化，导致种间性状差异减小，功能多样性不再增加，功能冗余增大，生态系统功能相对于物种多样性的变化则是稳健的，也就不能通过物种多样性解释调控生态系统过程的种间功能差异。如果群落中每个物种的功能属性具有相对唯一性，则物种多样性与功能多样性为正相关，功能冗余很低，种间的性状分化可以通过资源利用性竞争的物种共存理论来解释，一个物种占据一个生态位，物种丧失将引起功能性状丢失或性状空间纬度减小。本研究发现高寒草原植物的物种均匀度、优势度等与功能多样性也存在显著相关性（$P<0.05$），但高寒草甸中这一现象并不明显。这一研究结果表明，物种多样性与功能多样性的关系在不同类型的植物群落中表现不同，Mayfield 等人在对哥斯达黎加南部原始林和采伐林群落的研究中也证实了这一观点[13]，说明除去人类活动（外界干扰）影响，在不同环境背景下物种多样性与功能多样性的关系原本就存在差异。

综上所述，物种多样性、功能多样性、二者之间的关系以及二者与生态系统服务功能（以初级生产力为例）之间的关系在高寒草甸和高寒草原群落中表现迥异。不同的物种在生理、生态、形态特征等方面存在极大的差别，因而简单的物种多样性不足以真实地体现每个物种性状对生态系统过程所起的作用[34]，且难以分辨出不同生态系统间功能状态的差异。而且从本研究中植物多样性与生产力之间的关系可以看出，功能多样性较物种多样性对群落生产力的影响更大，但其影响力较强的指数却较为单一，这与江小雷等由人工草地群落得出的结论相吻合[49]。因此，在研究青藏高原高寒草地的生态功能时，不能仅仅测度传统的物种多样性，还应测度与物种多样性、生态功能密切相关的功能多样性[32]。尽管物种多样性和功能多样性联系紧密，但二者不能相互取代，只有从两个维度共同衡量，才能准确、全面地描述高寒草地的生态功能状态。

参考文献（References）：

[1] Díaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.

[2] Cadotte M W, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley T H. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. PLoS One, 2009, 4(5): e5695.

[3] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology, 2008, 96(5): 884-893.

[4] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters, 2006, 9(6): 741-758.

[5] 李禄军, 曾德慧. 物种多样性与生态系统功能的关系研究进展. 生态学杂志, 2008, 27(11): 2010-2017.

[6] Shannon C E, Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: University of Illinois Press, 1949.

[7] 孙儒泳. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社, 1993.

[8] 汤琳. 青藏高原高寒草地植物物种多样性的分异机制及其与功能多样性之间的关系[D]. 北京: 北京师范大学, 2015.

[9] Flynn D F, Mirotchnick N, Jain M, Palmer M I, Naeem S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. Ecology, 2011, 92(8): 1573-1581.

[10] Flynn D F B, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers B T, Lin B B, Simpson N, Mayfield M M, DeClerck F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecology Letters, 2009, 12(1): 22-33.

[11] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. Journal of Applied Ecology, 2011, 48(5): 1079-1087.

[12] Biswas S R, Mallik A U. Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. Ecosphere, 2011, 2(4): 1-10.

[13] Mayfield M M, Boni M F, Daily G C, Ackerly D. Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. Ecology, 2005, 86(9): 2365-2372.

[14] Saldaña A. Relationship between species richness and functional diversity of leaf traits in two evergreen species assemblages in a temperate rainforest. Gayana Botánica, 2013, 70(2): 177-186.

[15] Bu W S, Zang R G, Ding Y. Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest. Tropical Ecology, 2014, 55(3): 393-401.

[16] Hu G, Jin Y, Liu J L, Yu M J. Functional diversity versus species diversity: relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. Ecological Research, 2014, 29(5): 897-903.

[17] 马生林. 保护青藏高原生物多样性刻不容缓 // 全国生物多样性保护及外来有害物种防治交流研讨会论文集. 上海: 中国环境科学学会, 2013: 76-78.

[18] 董世魁, 汤琳, 王学霞, 刘颖慧, 刘世梁, 刘全儒, 吴娱, 李媛媛, 苏旭坤, 赵晨. 青藏高原高寒草地植物多样性测定的最小样地面积. 生

chinaXiv:201703.00405v1

ChinaXiv合作期刊

物多样性, 2013, 21(6): 651-657.

[19] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同草地类型功能群多样性及组成对植物群落生产力的影响. 生物多样性, 2004, 12(4): 403-409.

[20] 王长庭, 龙瑞军, 王启基, 景增春, 丁路明. 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. 生态学杂志, 2005, 24(5): 483-487.

[21] Wang W Y, Wang Q J, Wang H C. The effect of land management on plant community composition, species diversity, and productivity of alpine *Kobersia* steppe meadow. Ecological Research, 2006, 21(2): 181-187.

[22] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. 生物多样性, 2004, 12(1): 200-205.

[23] 李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽. 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响. 植物生态学报, 2011, 35(11): 1136-1147.

[24] 臧岳铭, 朱志红, 李英年, 王文娟, 席博. 高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响. 生态学杂志, 2009, 28(6): 999-1005.

[25] 中华人民共和国农业部畜牧兽医司, 全国畜牧兽医总站. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996.

[26] Hankins J, Launchbaugh K, Hyde G. Rangeland Inventory as a Tool for Science Education, Program pairs range professionals, teachers and students together to conduct vegetation measurements and teach inquiry-based science. Rangelands, 2004, 26(1): 28-32

[27] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1997.

[28] 姜隽. 生物群落的物种多样性研究综述. 科学情报开发与经济, 2009, 19(27): 131-133.

[29] 陈廷贵, 张金屯. 十五个物种多样性指数的比较研究. 河南科学, 1999, 17(增刊): 55-57, 71-71.

[30] 李林峰. 芦芽山自然保护区青杆林的数量生态学研究[D]. 北京: 北京师范大学, 2014.

[31] 张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法. 山地学报, 2011, 29(5): 513-519.

[32] 江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法. 生态学报, 2010, 30(10): 2766-2773.

[33] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 2004.

[34] 任一星. 北京山区典型森林功能多样性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.

[35] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 2005, 111(1): 112-118.

[36] Schmera D, Erös T, Podani J. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. Aquatic Ecology, 2009, 43(1): 157-167.

[37] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters, 2002, 5(3): 402-411.

[38] Podani J, Schmera D. On dendrogram-based measures of functional diversity. Oikos, 2006, 115(1): 179-185.

[39] Mouchet M, Guilhaumon F, Villéger S, Mason N W H, Tomasini J A, Mouillot D. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos, 2008, 117(5): 794-800.

[40] Bulla L. An index of evenness and its associated diversity measure. Oikos, 1994, 70(1): 167-171.

[41] Mouillot D, Mason W H, Dumay O, Wilson J B. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. Oecologia, 2005, 142(3): 353-359.

[42] Rao C R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. Theoretical Population Biology, 1982, 21(1): 24-43.

[43] Dukát Z B. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(5): 533-540.

[44] Leps J, de Bello F, Lavorel S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia, 2006, 78(4): 481-501.

[45] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 2010, 91(1): 299-305.

[46] Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. Ecology, 1996, 77(2): 350-363.

[47] Naeem S. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. Ecology, 2002, 83(10): 2925-2935.

[48] Jiang X L, Zhang W G, Wang G. Effects of different components of diversity on productivity artificial plant communities. Ecological Research, 2007, 22(4): 629-634.

[49] Lawton J, Naeem S, Thompson L, Hector A, Crawley J. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. Functional Ecology. 1998, 12(5): 848-852.

[50] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. Ecology. 1999, 80(5): 1455-1474.

[51] Tilman D. Functional Diversity. California: Academic Press, 2001.

[52] Mayfield M M, Bonser S P, Morgan J W, Aubin I, McNamara S, Vesk P A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(4): 423-431.

chinaXiv:201703.00405v1